# *Quelques observations sur le cycle de Méduses Acalèphes*

Par Yves Plessis.

Etudiant depuis plusieurs années la faune de la zone intercotidale et particulièrement la faune associée aux moulières dans la Manche, nous avons été amenés à inclure parmi les animaux de cette zone, bien que rarement observés sur place, des formes larvaires de Méduses Acalèphes.

C'est à partir du niveau de la Zone à *Rhodymenia palmata* (L.) et en dessous, le plus souvent à la limite du terrain rocheux ou même sur le sable grossier, sous les pierres ou dans les coquilles vides de différents mollusques que l'on a le plus de chance de trouver les discrètes colonies de ces polypes. Il semble que ces animaux soient répandus, sinon très abondants sur les fonds de maerl.

Le Professeur Gallien a eu l'obligeance de me montrer l'été dernier une station de ces polypes à Saint-Briac (Côtes-du-Nord). Quelques jours plus tard, pouvant largement utiliser le bateau du Laboratoire maritime de Dinard « *La Sepiole* » grâce à l'amabilité de Mr Lami, nous avons trouvé une station de Scyphistomes à l'Ile au Moine dans la Rance. Ces animaux se trouvaient répartis sous une pierre au milieu de *Codium dichotomum* (Huds.) Setchell. Enfin ces formes sont apparues spontanément et à plusieurs reprises dans l'aquarium marin du Laboratoire des Pêches tropicales du Muséum. Une première fois en 1953 dans une coquille de Buccin, nous avons observé de nombreux Scyphistomes et un Strobile semblables à ceux décrits par Agassiz, qu'il attribua au genre *Aurelia*.

*Description sommaire.* — Ne voulant pas préjuger de l'espèce nous avons appelé cette forme, la forme A. Par la suite, plusieurs colonies, apparemment identiques sont apparues en élevage ; elles ont reçu la même dénomination. Les polypes forment des petites masses blanchâtres de 1,5 mm à 2 mm de diamètre ; elles possèdent au développement complet 16 tentacules. L'épithélium est uniformément cilié et renferme des nématoblastes. La multiplication se fait par bourgeonnement sur des stolons. Cette multiplication est accélérée par une abondante nourriture dans les conditions optima : 14 à 18° C et une chlorinité comprise entre 19 et 20° ‰.

Plusieurs souches nouvelles sont apparues dans les bacs d'élevage. Cet hiver notamment, une forme beaucoup plus petite que nous avons appelée forme B, a envahi certaines parois de verre. Le dia-

mètre ne dépasse pas 0,5 mm, mais la partie pédieuse sécrète une longue colonne qui atteint et parfois dépasse 1 mm. La symétrie tétramère n'est pas toujours respectée : ce polype possède de 10 à 16 tentacules ; la bouche qui présente normalement la forme d'un carré à côtés concaves et à angles perradiaux présente parfois une symétrie pentamère. En fait depuis les recherches de GOETTE sur la formation de la cavité gastrale, on sait que ces êtres ont une symétrie binaire secondairement masquée par la symétrie radiaire. Pied et stolons sont particulièrement extensibles. Ces stolons stériles atteignent parfois 5 mm.

On peut voir sur certains individus le pied s'allonger au bout de sa colonne puis se courber en spirale : le tout rappelle alors un Vorticelle rétracté.

Ces deux types A et B forment dans les bacs des colonies toujours séparées. Leur importance est variable, d'une dizaine d'individus à plusieurs centaines.

*Reproduction gemmipare.* — Nous ne nous étendrons pas sur la reproduction gemmipare des formes A, bien que cette multiplication prenne des aspects assez variés. Elle rentre dans les descriptions faites par HÉROUARD et PÉREZ et également dans celles faites autrefois par AGASSIZ. Ces formes ont été rapportées au genre *Chrysaora* et *Aurelia.*

La forme B qui parait se rapprocher de la description des Scyphistomes de *Cyanea capillata* Eschsch. faite par PÉREZ, présente quelques particularités qui méritent d'être signalées.

Le disque pédieux semble sécréter constamment une base qui finit par former une sorte de colonne jaunâtre, peut-être chitineuse. Cette colonne ne se développe que si l'animal se trouve sur un sol particulièrement meuble. L'aspect d'un individu rappelle alors étrangement celui d'un Hydraire. Sur les parois de verre le polype, à la taille près, ressemble à la forme A, mais beaucoup plus élancé.

Par contre sa reproduction gemmipare montre un caractère très particulier : le bourgeon prend naissance sur la paroi latérale du calice à un niveau assez élevé. Jusqu'ici nous sommes en présence d'un processus absolument classique. Le plus souvent un stolon stérile se développe à partir du bourgeon et comme ce stolon ainsi que la partie pédieuse du parent sont capables de s'allonger considérablement, le rejeton a la possibilité de se fixer assez loin du géniteur. Parfois un stolon stérile prend naissance sur le parent en même temps que le bourgeon. Nous avons, à plusieurs reprises observé que dans de tels cas le bourgeon se détache du parent avec le pied de celui-ci, tandis que le stolon devient la partie pédieuse du géniteur. La séparation s'opère donc dans ce cas sur le parent entre le pied et le stolon pédieux nouvellement formé.

Pérez et Hérouard avaient décrit une sorte de marche arpenteuse du scyphistome : le polype fixe un stolon sur le sol, à une certaine distance du pied, et tandis qu'il se contracte en augmentant de diamètre, le pied primitif s'étire et la nouvelle région pédieuse peut par la suite faire seule son office. Un phénomène analogue semble ici se produire, mais dans ce cas l'ancienne région pédieuse portant un bourgeon ne régresse pas mais se sépare par un étranglement du corps du premier polype. Tout se passe comme si le bourgeon exerce une sorte d'attraction sur le pied du parent, alors que l'attraction du parent est tout entière faite sur le stolon.

Cette façon d'envisager le processus laisse supposer que des efforts de traction par le pied d'une part et le stolon pédieux de l'autre sont en cause : il n'en est rien, car ce mode de multiplication a été observé aussi bien sur un sol meuble que sur les parois des bacs d'élevage. Parfois le développement du bourgeon est si avancé au moment de l'apparition du stolon qu'il n'est pas possible de reconnaître le parent. Ce phénomène dans ce cas peut passer inaperçu.

Faisant peut-être suite à la multiplication gemmipare, bien que nos observations ne nous aient pas permis d'établir une solution de continuité, nous avons observé des cas de rupture naturelle entre le disque pédieux et le polype. On voit alors le disque pédieux ou ce qui en reste former une petite boule, qui ne tarde pas à disparaître, à l'extrêmité de la colonne chitineuse (?), tandis que le scyphistome devient une petite larve piriforme nageante. Les tentacules réduits à des boutons forment une petite couronne autour de la bouche. La partie pédieuse se termine en pointe émoussée et constitue la partie antérieure dans la natation : cette position est déterminée par le battement des cils vibratiles répartis dans le tissu épithélial. Après avoir nagé quelques temps, le pied reprend un aspect glanduleux et l'animal finit par se fixer de nouveau au sol en formant un disque pédieux.

Il n'est pas étonnant dans ces conditions de voir des colonies se former à des endroits très éloignés les uns des autres. Notons en passant que les scyphistomes que nous avons appelés forme A, artificiellement détachés de leur support, semblent presque tous, au moins pendant les périodes actives de l'année, capables de se fixer à nouveau. Ces polypes sur lesquels nous avons fait cette dernière observation sont des animaux en plein bourgeonnement. De telles formes d'après les travaux d'Hérouard, sont incapables de se fixer de nouveau. Avait-il alors des animaux fatigués et peu vigoureux ou faut-il voir là des différences spécifiques ?

*Modifications métaboliques et strobilisation.* — Les remarques suivantes se rapportent à la forme A. Certains individus situés dans

des endroits particulièrement favorables, où ils trouvent sans doute une nourriture abondante, ont doublé ou même triplé de taille. En même temps, leurs tissus se colorent en jaune-orange. Alors que tous les individus du type A semblent normalement comporter des stolons, ceux-ci en sont dépourvus. Nous pensons que la fin de la multiplication gemmipare et l'apparition de la reproduction sexuée n'est pas compatible avec la présence et la formation de stolons. Bien que l'apparition de cette forme ne prélude pas nécessairement à la strobilisation, il semble marquer un arrêt dans la reproduction asexée. D'autre part les éphyras qui apparaissent dans l'eau de l'élevage présentent une pigmentation jaune très marquée. On sait que les carotiprotides sont répandus dans les produits sexuels des Coelentérés, rien d'étonnant alors à ce qu'ils apparaissent dès la fin de la vie asexuée des polypes ; ceci n'est toute fois qu'une hypothèse de travail. Nous ne pensons pas que la coloration des polypes soit due au passage par diffusion dans les tissus des colorants figurés dans la nourriture, car ces formes apparaissent spontanément en élevage au milieu de formes absolument normales. Elles sont souvent par petits groupes de quelques individus.

Nous avons pu suivre pendant près de trois semaines l'évolution d'éphyras. Nous avons pu constater que la coloration s'accentue avec l'âge. Malheureusement cette forme est particulièrement fragile et l'on est en droit de penser que, dans la nature comme en aquarium, ce stade subit des pertes considérables en individus. Dans nos bacs ce stade est bon nageur dès son apparition. On voit les jeunes méduses se contracter rythmiquement une centaine de fois par minute. Après cent à cent cinquante battements, il se produit un temps d'arrêt de quelques secondes avant de repartir. Au bout de quelques jours, bien que le rythme soit aussi rapide, les poses sont beaucoup plus longues et l'animal perd petit à petit sa faculté de nager en surface : notons que cette observation a pu être faite dans un volume d'eau de 700 litres avec une profondeur d'un mètre. Dans nos bacs, bien que la microfaune soit riche, les éphyras ne trouvent peut-être pas une nourriture adéquate et dans ce cas s'affaiblissent rapidement. Nous pensons plutôt que l'animal perd assez vite ses qualités nautiques et, dans la nature, s'il continue à participer à la vie planctonique, c'est sans doute parce que le milieu lui est favorable. Nous ferons ici une remarque qui nous semble valable pour un grand nombre d'espèces animales ; le passage de la vie benthique à la vie planctonique au cours du cycle évolutif des individus d'une espèce n'est possible que grâce à l'utilisation d'une réserve d'énergie fugace. Si l'animal manque son départ et n'atteint pas rapidement son nouveau milieu (nous allions dire, n'accroche pas son orbite), il est irrémédiablement perdu. Il faudrait sans doute pour étudier ce passage construire un aquarium spécial

qui malheureusement, faute de moyens matériels, ne peut être envisagé.

Dans le cas précis des larves de méduses il est peut-être nécessaire d'avoir une grande hauteur d'eau ou des courants assez forts pour permettre à l'éphyra d'atteindre la forme adulte et lui éviter le contact avec la faune benthique dangereuse pour elle. En tout cas, lorsque l'animal tombe au fond d'un bac d'élevage, il ne tarde pas à être la proie de nombreux Infusoires auxquels se joignent rapidement des Flagellés et des Nématodes...

En ce qui concerne l'époque de la formation des éphyras, Hérouard avait remarqué dans ses élevages que le rouleau médusaire se forme à l'automne et qu'après avoir égrainé ses éphyras, le scyphistome rentre en repos hivernal ; toutefois il mentionne comme exceptionnelle une strobilisation en février. D'après Teissier la libération des éphyras de *Chrysaora hysocelles* (Linné) se fait en avril-mai, d'*Aurelia aurita* (Linné) en mai. Pour cette dernière espèce Prenant signale sa reproduction en août. Dans nos élevages nous avons eu cette année des éphyras pendant tout le mois de mai. Ici un certain nombre de conditions ne sont pas très différentes du milieu naturel de référence : la température de l'eau ne descend pas l'hiver en-dessous de 10° C et l'été elle ne dépasse guère 19° C, la chlorinité varie entre 19 et 20° ‰. Il faut sans doute tenir compte dans le cycle des méduses des conditions d'élevage et ne pas oublier que les observations des différents auteurs ne se rapportent pas nécessairement aux mêmes espèces.

*Conclusions.* — Le cycle des méduses comporte encore beaucoup de points obscurs. La grande difficulté de se procurer des stades jeunes, le fait que le déterminisme de leur évolution nous échappe complètement et l'impossibilité jusqu'ici de mener le cycle évolutif jusqu'au bout, en rendent l'étude difficile. Le seul cas où il est possible de donner un nom d'espèce à la forme polype est de partir de planula dont on connaît l'origine comme a pu le faire Ch. Perez avec les larves de *Cyanea capillata* Eschsch.

De nos observations actuelles nous pouvons dégager :

Le milieu naturel où l'on trouve en Manche des scyphistomes est le fond de « Maerl » sans préjuger toutefois de toute autre localisation.

Dans l'évolution d'une méduse la multiplication gemmipare est probablement le mode de prolifération le plus important : c'est lui qui donne le plus grand nombre d'individus. Ce processus peut continuer des années sans l'apparition de formes sexuées. La multiplication sexuée est un phénomène beaucoup moins fréquent et en tout cas très temporaire dont le déterminisme n'est pas connu. L'apparition du stade éphyrule semble pouvoir se faire toute l'année.

Si la forme sexuée est vraiment la forme pélagique permettant la

dispersion de l'espèce à de grandes distances, la forme scyphistome peut dans certains cas et dans certaines espèces au moins être une forme nageuse benthique et assurer une dispersion considérable si les éléments extérieurs s'y prêtent.

Dans le cycle évolutif, l'apparition de la forme éphyrule se traduit par une mortalité considérable. La fragilité de l'animal vis-à-vis des prédateurs de très petite taille et la variabilité possible de ces qualités nautiques pendant sa maturation donnent aux facteurs externes une très grande importance. C'est ce qui détermine probablement en mer l'apparition brutale et véritablement explosive des populations de Méduses.

Les observations des auteurs n'aboutissent pas toujours à des résultats comparables, parce que les espèces ne sont pas identifiables au stade scyphistome. Il faut avoir en même temps en élevage des formes aussi différentes que celle appelées par nous dans nos notes forme A et B pour constater la présence de deux espèces au moins.

L'étude de la structure des nématocystes au microscope électronique que nous avons pu commencer grâce à l'obligeance du Professeur LEGRAND avec le concours de M[lle] BAZOCHE, nous permettra peut-être de débrouiller la difficile filiation entre les scyphistomes et les formes adultes.

## PRINCIPAUX OUVRAGES CONSULTÉS


1860. AGASSIZ (L.). Contribution to the Natural History of the United States of America. Boston, vol. III : texte : 301 p., 102 fig. ; atlas : 26 p, 14 fig., 19 pl. h. t.

1879. HAECKEL (E.). Monographie der Medusen. I. Das system der Medusen. Jena, G. Fischer, vol. 1 ; 672 p., 40 pl.

1881. — Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Jena, G. Fischer, 1-36, 8 pl. h. t.

1883. CLAUS (C.). Untersuchungen über die organisation und Entwicklung der Medusen. Prag. F. Tempsky ; Leipzig, G. Freytag : 1-96, 20 pl.

1887. GOETTE (A.). Entwicklungsgeschicht der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. Leipzig, L. Voss, fasc. 4 : 79 p., 9 pl. h. t.

1891. CLAUS (C.). Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora* sowie über die systematiche Stellung der Scyphomedusen. *Arb. Zool. Inst. Wien*, **10** : 85-128, 3 pl. h. t.

1894. HYDE (I.). Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, **58** : 531-565, 4 fig., 6 pl. h. t.

1899. BALLOWITZ (E.). Ueber Hyponerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* Lam. *Arch. f. Entwickl. mech.*, **8**, 239-252, 1 pl. h. t.

1900. HEIN (W.). Untersuchungen über die Entwicklung von *Aurelia aurita*. Zeit. f. wissen. Zool., **67** : 401-438, 5 fig. 2 pl. h. t.

1901. DELAGE (Y.), HEROUARD (E.). Traité de Zoologie concrète. Paris, t. II, 2[e] p.

1902. Friedemann (O.). Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von *Aurelia aurita*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, **71** : 227-267, 3 fig., 2 pl. h. t.

1907. Herouard (E.). Existence de statoblastes chez le Scyphistome. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **165** : 601-603.

1908. Herouard (E.). Sur un acerapède sans méduse. *Toeniolhydra roscoffensis. Ibid.*, **147** : 1336-1337.

1909. Heric (M.). Zur Kenntniss der polydisken strobilation von *Aurelia aurita. Arb. Zool. Inst. Wien*, **17** : 95-108, 1 fig., 1 pl. h. t.

1909. Herouard (E.). Sur le cycle évolutif d'un Scyphistome. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 148 : 320-323.

1910. Hazdi (J.). Die Reduktion des Scyphopolypen und der Ephyra von *Chrysaora. Ein Vortrag, gehalten am* 8. *internat. Zoologenkongresse in Graz* : 578-589, 26 fig.

1911. Herouard (E.). Sur le mode de fixation au sol des Scyphistomes par des tonofibrilles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **36** : 15-19, 3 fig.

1912. Hadzi (J.). Ueber die Podozystem der Scyphopolypen. *Biolog. Central.*, **32** : 52-60, 4 fig.

1920. Perez (Ch.). Processus de multiplication par bourgeonnement chez un Scyphistome. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **45** 260-261. :

1921. Perez (Ch.). Un élevage de Scyphistomes de *Cyanea capillata. Bull. Biol. France et Belgique*, **54**, 2 : 168-178, 2 pl. h. t.

1922. Perez (Ch.). Observation sur la multiplication gemmipare d'un Scyphistome. *Ibid.*, **56**, 2 : 244-274, 34 fig.

1930. Tcheou-Tai-Chuin. Le cycle évolutif du Scyphistome de Chrysaora. Etude Histophysiologique. *Trav. St. biol. Roscoff*, Paris, **8**, 10 juil. 1930 ; 181 p., 50 fig., 5 pl. h. t.

1930. Verne (J.). Couleurs et Pigments des Etres vivants. Paris, Armand Colin, 1930, n° 123.

1930. Weill (R.). Classification des nématocystes. *Bull. Biol. France et Belgique*, **64** : 141-153.

1934. Bohn (G.). Les Invertébrés (coelentérés et vers). *Actual. Scient. Industr.*, Paris, n° 133, 1934.

1935. Ranson (G.). Contribution à l'interprétation objective des formes et de leurs rapports dans la classe Hydrozoa. *Bull. Mus. Hist. nat.*, **7**, 2e sér. : 247-253, 288-292.

1950. Inventaire de la Faune Marine de Roscoff. Cnidaire et Cténaires. Suppl. 1. *Trav. St. biol. Roscoff.* p. 31.

1952. Issidorides (M.), Beams (H. W.), Sedar (A. W.), Evans (T. C.). Electron micrographs of the nematocyts of *Hydra. Proc. Acad. Sc. Iowa*, **59** : 461-466, 2 pl. in t.

1955. Naumov (D. V.). (Reproduction of the medusae *Aurelia* and *Cyanea*) (en russe). *Priroda*, Moscou, **11** : 102-104, 5 fig.

1955. Plessis (Y.). Equilibre biologique observé dans un nouveau type d'aquarium. Réalisation d'habitats particuliers. *Extr. Actes 74e Congr. Ass. Franç. Avanc. Sc.*, Caen : 3 p., 1 fig.

1956. Plessis (Y.). Note écologique sur l'aquarium marin du Laboratoire des Pêches Coloniales du Muséum. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2e sér., **28**, 256-260, 1 fig.